动 物 学 研 究 2005, Apr. 26 (2): 113-117 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research

繁殖期两种百灵科鸟类对捕食风险的行为响应

赵 亮*
(中国科学院西北高原生物研究所，青海 西宁 810001)

摘要：生活史理论认为亲代对捕食风险的不同响应影响亲代资源在繁殖中的分配比例，为检验这一理论，于2002—2004年的4—9月以青藏高原高寒草甸的角百灵（*Eremophila alpestris*）和小云雀（*Alauda gulgula*）为研究对象，通过捕食风险处理实验，研究了两种鸟对不同强度捕食压的响应。结果表明：在自然条件下，二者繁殖行为存在显著差异，而在捕食压力下二者的行为反应没有差异。在捕食风险下，二者亲鸟缩短伴巢时间，减少递食率，延长消失时间；二者雄性的风险容忍度均低于雌性。此外，角百灵亲代对人类活动的响应较小云雀敏感。以上结果表明，这两种百灵科鸟类通过降低当前的繁殖投入和提高未来存活概率来响应捕食风险，支持上述生活史理论的观点。

关键词：鸟类；亲代投资；捕食风险；巢址；人为干扰
中图分类号：Q959.739 **文献标识码**：A **文章编号**：0254-5853(2005)02-0113-05

Behavioral Responses of Two Species Passerine to Predation Risk During Breeding Period

ZHAO Liang
(*Northwest Institute of Plateau Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining* 810001, *China*)

Abstract: Life-history theory predicts that differences in reproductive effort and residual reproductive value among species should result in differences in the level of risk that parents are willing to tolerate to themselves versus their offspring. Here, we tested the prediction that parental investment decisions were correlated with nest sites by comparing risk - taking behaviour in two species of passerines (small skylark *Alauda gulgula* and horned lark *Eremophila alpestris*) in alpine meadow, from 2002 to 2004. We experimentally manipulated predation risk by presenting models and measured the willingness of parents to feed nestlings. The results shown: Response of the horned lark to human intrusion was a significantly stronger than the small skylark; Both species responded to predators by decreasing the length of attendance time, reducing the feeding rate and increasing the length of elapsed time; There was significantly difference between the reproductive behaviour in the small skylark and horned lark in the natural condition, whereas, no difference in the predator condition; Males of both species had lower willingness to tolerate risk to themselves than females. Thus, those passerine species responded to predators by reducing investment in current reproduction and increasing probability of future survival. Our experimental results support the above prediction.

Key words: Birds; Reproductive effort; Predation risk; Nest site; Human intrusion

生活史理论认为，亲代对捕食风险的不同响应影响亲代资源在繁殖中的分配比例（Curio, 1988; Martin, 1992; Roff, 1992; Stearns, 1992）。基于繁殖与存活这对权衡关系，在一些高繁殖投入的鸟类有一个较低的剩余繁殖（Charlesworth, 1980）；然而，生育力与存活也是一对权衡关系，这在一些鸟类得到了证实（Bennet & Harvey, 1988; Saether, 1988; Martin, 1993, 1995）。根据“生育力-存活”这对权衡关系而改变的亲代投资是很难测定的，但是亲代对捕食风险的行为变化是亲代投资的一个有

收稿日期：2004-09-28；接受日期：2004-12-13
基金项目：国家自然科学基金资助项目（30400058）
* 通讯作者：E-mail: lzhao@mail.nwipb.ac.cn

效的指示器。一般情况下，捕食主要影响动物的巢位选择和食物选择（Lima，1987；Martin，1993）。鸟类巢失败最主要的一个原因是捕食（Skutch，1949；Ricklefs，1969），同样捕食也是影响亲代存活率的原因之一。如果假定寿命对亲代投资的影响非常小，那么捕食风险就是影响动物繁殖成功率的主要原因（Ricklefs，1969）。因此，动物在有限的投资能力下，为了获得一生最大的繁殖成功率，它们将在自然选择的作用下选择捕食风险较小的巢位。

鸟类是怎样选择去应对捕食风险的呢？有学者认为亲代会降低繁殖投入而增加亲代成活率（Ricklefs，1969；Kulesza，1990；Happer et al，1993），另有学者认为亲代将降低现在繁殖价而增加将来繁殖价（Charnov & Krebs，1974；Bell，1980），以应对高的捕食风险。不过，大多数研究都集中在捕食风险与亲代投资之间的关系，或者是亲代投资与巢选择之间的关系方面（MacKenzie et al，1982；Marone et al，1997；Ghalambor & Martin，2000；Mezquida & Marone，2002；Amo et al，2004；de Neve & Soler，2002；Zhao et al，2002；Zhao & Zhang，2004）；而对生活在同一地域、营巢环境类似不同巢位鸟类的捕食风险与亲代投资关系，或者综合两种关系进行的研究较少。

角百灵（*Eremophila alpestris*）和小云雀（*Alauda gulgula*）是青藏高原常见的两种百灵（Zhang，1982），对它们的亲代伴巢行为（Zhao et al，2002）和巢址选择（Zhao & Zhang，2004）已有研究，认为二者营巢环境相似，巢址的选择不同（Zhao & Zhang，2004）。本文以两者为研究对象，通过捕食风险处理实验拟探讨：①捕食风险对雌鸟伴巢行为（伴巢时间和频次）的影响，②捕食风险对育雏期双亲递食率的影响，③人类活动对双亲投资的影响；从而回答：生活在同一地域、营巢环境类似巢址不同的鸟类的捕食风险与亲代投资关系。

1 方 法

1.1 研究地点和对象

本项研究于2002—2004年在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站进行，该地区的自然条件和植被已有大量报道（Yang，1982）。选择青藏高原高寒草甸常见的、生活在相同地域、营巢类型相同和巢址不同的角百灵和小云雀为研究对象，进行捕食风险处理实验。两种百灵繁殖生物学的主要特征详见Zhang（1982）、Zhao et al（2002）、Zhao & Zhang（2004）的报道。

1.2 研究方法

本研究于每年的4—9月对角百灵和小云雀巢周围环境进行调查和测定。所有鸟巢都是自然巢。从发现鸟巢开始进行标记、编号、监测产卵日期和孵化雏日期，以便区分孵化期和育雏期。

1.2.1 捕食风险处理实验 将实验鸟巢分为对照组和处理组两组，其中角百灵和小云雀的对照组鸟巢数分别为18和12窝，处理组的鸟巢数分别为6和13窝。因为在本地区的天敌主要是大鵟（*Buteo hemilasius*），所以本研究用大鵟标本作为捕食模型。按捕食模型离鸟巢的远近，处理组分为3种处理，即10M、15M和20M（分别表示捕食模型离鸟巢距离为10、15、20 m）。在整个实验观察期间，所有的鸟巢没有被天敌破坏，样本数没有发生变化。

1.2.2 观察和记录方法 观察使用闭路电视系统，包括放在鸟巢附近5~10 cm处的摄像头和35~40 m外的监视器。观察者通过监视器观察巢内亲鸟行为，通过高倍望远镜观察巢外亲鸟行为。为了减少观察数据的误差，每个处理组选择相同的孵化天数（10~15 d）和日龄（6~8日龄）进行观察记录，每次观察时间为每天的9：00~12：00，每天观察时间2 h以上。观察记录项目包括：伴巢时间（指亲鸟在巢的时间，s）、消失时间（指从亲鸟离巢到下次进巢的时间，s）、双亲递食率（指单位时间内亲鸟的递食次数，次/h）和惊飞距离（指人在亲鸟惊飞离巢之前能接近鸟类的距离，m）。伴巢时间和递食率反映亲代投资，而惊飞距离反映亲鸟对人为干扰的适应程度。每次实验先让实验鸟适应30 min，再开始正式记录。最终，对照组累计记录720 h，处理组684 h。

1.3 数据处理

用非参数独立样本Kolmogorov-Smirnov（*Z*）检验检验两种百灵的对照组与每个处理组的各个参数之间的差异，以确定对照组与不同处理组差异是否显著；采用多因子方差分析（ANOVA）确定捕食风险对两种百灵亲代投资的影响程度；采用相关分析判断捕食模型距离对亲代投资的影响。以上分析均在SAS8.1统计分析软件上完成。

2 结果与分析

为了更加清楚地说明角百灵和小云雀在孵化期

的伴巢时间和惊飞距离，以及在育雏期的亲鸟消失时间和亲代递食率差异，将自然条件下，即没有捕食处理条件下的各变量平均值列于表1：两种百灵除了亲鸟消失时间没有显著差异外，两者的其他变量之间都存在显著差异。此外，它们育雏期两性之间递食率的差异也不显著（角百灵：$Z=0.468$，$P>0.05$；小云雀：$Z=0.784$，$P>0.05$），说明两性共同育雏，并且两者的投入基本上一样。

在捕食风险的影响下，两种百灵及其亲鸟两性之间的繁殖行为发生了很大变化。在孵化期，发现雌性亲鸟坐巢行为消失，它们通常在巢周围来回走动、张望，不坐巢，且两者亲鸟表现相同。在育雏期，随着捕食风险模型与巢距离的增加，两者亲鸟消失时间逐渐缩短（图1），且变化明显（角百灵：$F_{2,15}=7.57$，$P<0.01$；小云雀：$F_{2,35}=6.56$，$P<0.01$）。每个处理组的消失时间都远长于对照组。

而亲鸟递食率的变化则相反，依次增加。但捕食模型与巢距离对角百灵亲鸟的递食率没有显著影响，而对小云雀有显著影响（表2）。当捕食模型与巢距离为10 m和15 m时，发现所有巢的雄性亲鸟没有育雏行为；当该距离为20 m时，发现部分巢的雄性亲鸟有育雏行为，但递食率极低（表2）。雌性亲鸟对捕食风险的响应随距离的变化而变化，两种百灵之间也存在着差异：雌性小云雀10M的递食率显著低于15M和20M，15M和20M之间没有显著差异；而雌性角百灵在3个风险距离下递食率之间不存在显著差异（表2）。

表1　自然条件下繁殖期角百灵和小云雀的部分行为特征

Tab. 1　Some behavioral traits of small skylarks and horned larks during breeding period under natural conditions

繁殖期 Reproductive period	变量 Variation	种名 Species 角百灵 *Eremophila alpestris* ($n=18$)	种名 Species 小云雀 *Alauda gulgula* ($n=13$)	显著检验 Asymp. Sig.
孵化期	伴巢时间 Attendance time (s)	524.32 ± 515.94	1 510.00 ± 1 379.25	$P<0.01$[a]
Hatching period	惊飞距离 Flush distance (m)	18.39 ± 3.97	3.69 ± 1.70	$Z=2.747$ $P<0.01$
育雏期	消失时间 Elapsed time (s)	383.33 ± 293.32	530.77 ± 437.39	$Z=0.943$ $P>0.05$
Breeding period	雌鸟递食率（次/h）Feeding rate of female (trip/h)	4.94 ± 1.35	3.38 ± 0.98	$Z=1.469$ $P<0.05$
	雄鸟递食率（次/h）Feeding rate of male (trip/h)	4.28 ± 1.45	2.92 ± 0.86	$Z=1.562$ $P<0.05$
	总递食率（次/h）Total feeding rate (trip/h)	9.11 ± 2.56	6.31 ± 1.55	$Z=1.562$ $P<0.05$

[a]见 Zhao et al, 2002 (See Zhao et al, 2002)。

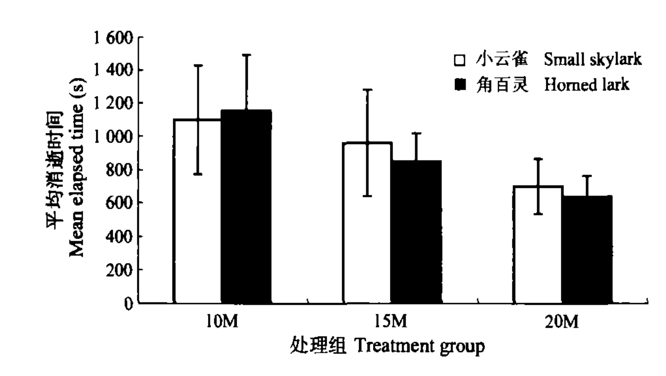


图1　小云雀和角百灵不同处理组的亲鸟消失时间

Fig. 1　Elapsed times until the nests were revisited by parents in response to various treatments in small skylark *Alauda gulgula* and horned lark *Eremophila alpestris*

10M, 15M, 20M：表示捕食模型离鸟巢距离分别为10 m、15 m、20 m (Representing the distance of 10 m, 15 m and 20 m between the predatory models and birds' nest, respectively)。

3　讨　论

由于捕食和食物资源的影响，每个种之间生活史对策是不同的。大多数研究认为，死亡率驱动着生活史进化。然而，Lack（1948，1954）认为在鸟类中食物是影响生活史进化的最主要因素，因为食物对亲代的繁殖力、投入和存活率都有显著的影响（Willams，1966；Murphy & Haukioja，1986；Roff，1992）。Skutch（1949）又提出巢捕食通过影响窝卵数和雏鸟，从而作用于鸟类生活史进化。本文通过捕食风险处理实验，首次报道了生活在青藏高原这个特殊地理单元的角百灵和小云雀的亲代对捕食风险的响应方式，来验证生活史理论。

3.1　捕食风险对亲代投资的影响

生活史进化理论认为，由于种之间繁殖模式的差异影响生命体现在将来子代的适合度，从而导致亲代在本身的存活率和子代的存活率上投资不一样。本项研究通过角百灵和小云雀的亲代投资的研

表 2 小云雀和角百灵不同处理组的亲鸟递食率

Tab. 2 Feeding rates of parents under various treatments in small skylarks and horned larks

种名 Species	递食率（次/h） Feeding rate (trip/h)	处理组 Treatment group			方差分析 ANOVA
		10M	15M	20M	
角百灵 *Eremophila alpestris*（$n=6$）	雌鸟 Female	2.5±0.55	2.7±0.42	2.5±0.41	$F_{2,15}=0.192$ $P>0.05$
	雄鸟 Male	0.0	0.0	0.3±0.52	$F_{2,15}=2.50$ $P>0.05$
	总递食率 Total	2.5±0.55	2.7±0.42	2.8±0.55	$F_{2,15}=1.05$ $P>0.05$
小云雀 *Alauda gulgula*（$n=13$）	雌鸟 Female	1.9±0.28	2.8±0.44	2.5±0.52	$F_{2,35}=13.29$ $P<0.01$
	雄鸟 Male	0.0	0.0	0.5±0.52	$F_{2,35}=14.00$ $P<0.01$
	总递食率 Total	1.9±0.28	2.8±0.44	3.0±0.00	$F_{2,35}=46.57$ $P<0.01$

10M，15M，20M：见图1（See Fig. 1）。

究表明，增加捕食风险后，亲鸟将更多的时间用于观察周围环境和防御捕食者，从而增加了亲鸟消失时间，使亲代存活率增加；同时减少了亲鸟伴巢时间和递食率，使亲代对子代的投入降低。因此，作者认为角百灵和小云雀在高捕食风险下减小现在繁殖价而增加未来繁殖价。该结果不支持在高捕食风险下增加现在繁殖价而减小未来繁殖价假说（Curio，1988），同样也不支持亲代将自身置于比子代高风险下的假说（Dale et al，1996）。另外，通过比较两种百灵对捕食风险的响应方式，发现虽然二者巢址存在着差异（Zhao & Zhang，2004），但对捕食风险的响应是一样的，都是降低现在繁殖价：如伴巢时间降低，亲鸟消失时间延长，亲鸟总递食率下降。

高寒草甸雀形目鸟类的双亲行为会因繁殖期的不同而存在差异：在孵化期，雄性亲鸟承担的角色和行为表现方式主要包括“防御”和“情饲”，雌性亲鸟主要承担坐巢；在育雏期，两性亲鸟共同承担育雏。角百灵和小云雀的雄性亲鸟承担“防御”行为，主要在雌鸟坐巢时，驱赶其他鸟类，向坐巢的雌鸟报警，防止其他鸟类和天敌的入侵。本实验结果表明，雌雄亲鸟对捕食风险的响应因繁殖期不同而不同：孵化期，雌鸟基本上没有坐巢行为，雄鸟也没有“防御”行为，亲鸟甚至放弃长时间置于捕食风险下的巢，即放弃本次繁殖。育雏期，雌雄间存在显著差异，较高捕食风险组（10M、15M）的雄鸟递食率为零，没有育雏行为；雌鸟有递食行为，递食率比对照组小，并且角百灵与小云雀雌鸟对捕食风险的响应存在着显著差异。值得注意的是，存在捕食风险时，雄性亲鸟几乎没有防御和育雏行为，它的行为变化可能导致本次繁殖的失败。

3.2 人为侵扰对亲代投资的影响

一些研究表明，鸟类的惊飞距离不但与活动场所周围的环境因子有关，而且与其体形大小（Cooke，1980；Humphrey et al，1987；Knight & Cole，1995；Wang et al，2004）、活动高度（Holmes et al，1993；Wang et al，2004）和引人注目程度（Baker & Parker，1979）有关。本文通过人类活动对角百灵和小云雀的亲代投资影响的研究表明，角百灵的惊飞距离大于小云雀。说明角百灵的防御能力比小云雀的强，导致在繁殖期小云雀的巢容易被发现，巢被破坏率高，这一点在以往的研究已得到了验证，即小云雀巢破坏率为60.61% > 角百灵为42.34%（Zhang，1982；Zhao & Zhang，2004）。因为这两种百灵同时共存同一地域、同一植被类型，并且体形和活动高度一样；所以作者认为，二者惊飞距离的差异不是由前面所述的体形大小及活动高度引起的，而是由二者巢址不同引起的。角百灵巢的开放度远远大于小云雀，巢周围没有遮蔽物（Zhao & Zhang，2004），坐巢时亲鸟的视野开阔，容易发现天敌；而小云雀巢周围遮蔽物较多（Zhao & Zhang，2004），视野不开阔，不易发现天敌。由此可以看出，巢址与鸟类的惊飞距离存在着一定的关系，巢址的不同引起亲鸟对人为干扰的响应也不同，从而影响了亲代的繁殖成功率和亲代的存活率。因此，我们初步推测，鸟类的巢址影响亲代投资。

综上分析，一方面，高寒草甸的角百灵和小云雀不因巢址的不同而对捕食风险的响应存在差异，二者亲代都表现出降低现在繁殖价，并且雌雄亲鸟行为响应方式相同；另一方面，二者又因巢址的不同而对人类活动的响应存在差异。这些是否为地面

开放巢的共性，还有待对更多地面开放巢进行研究，并且与其他巢型（如地面半开放巢，洞穴）进行比较才能揭示。

参考文献：

Amo L, Lopez P, Martin J. 2004. Wall lizards combine chemical and visual cues of ambush snake predators to avoid overestimating risk inside refuges [J]. *Animal Behaviour*, **67**: 647 - 653.

Baker RR, Parker GA. 1979. The evolution of bird coloration [J]. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B.*, **287**: 63 - 130.

Bell G. 1980. The costs of reproduction and their consequences [J]. *Am. Nat.*, **124**: 600 - 603.

Bennet PM, Harvey PH. 1988. How fecundity balances mortality in birds [J]. *Nature*, **333**: 216.

Charlesworth B. 1980. Evolution in Age-structured Populations [M]. Cambridge: Cambridge University Press.

Charnov EL, Krebs JR. 1974. On clutch size and fitness [J]. *Ibis*, **116**: 217 - 219.

Cooke AS. 1980. Observations on how close certain passerine species will tolerance an approaching human in rural and suburban areas [J]. *Biol. Conserv.*, **18**: 85 - 88.

Curio E. 1988. Relative realized life-span and the delayed cost of parental care [J]. *American Naturalist*, **131**: 825 - 836.

Dale S, Gustavsen S, Slagavold T. 1996. Risk taking during parental care: A test of three alternative hypotheses applied to the pied flycatcher [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **39**: 31 - 42.

de Neve L, Soler JJ. 2002. Nest-building activity and laying date influence female reproductive investment in magpies: An experimental sturdy [J]. *Animal Behaviour*, **63**: 975 - 980.

Ghalambor CK, Martin TE. 2000. Parental investment strategies in two species of nuthatch vary with stage-specific predation risk and reproductive effort [J]. *Animal Behaviour*, **60**: 263 - 267.

Happer RG, Juliano SA, Thompson CF. 1993. Avian hatching asynchrony: Brood classification based on discriminant function analysis of nestling masses [J]. *Ecology*, **74**: 191 - 196.

Holmes DW, Knight RL, Stegall L, Craig GR. 1993. Responses of wintering grassland raptors to human disturbance [J]. *Wildl. Soc. Bull.*, **21**: 461 - 468.

Humphrey PS, Livezey BC, Siegel-Causey D. 1987. Tameness of birds of Falkland Islands: An index and preliminary results [J]. *Bird Behav.*, **7**: 67 - 72.

Knight RL, Cole DN. 1995. Factors that influence wildlife responses to recreationisis [A]. In: Knight RL, Gutzwiller KJ. Wildife and Recreationists: Coexistence Through Management and Research [M]. Washington: Island Press. 71 - 79.

Kulesza G. 1990. An analysis of clutch-size in New World passerine birds [J]. *Ibis*, **132**: 207 - 422.

Lack D. 1948. The significance of clutch size: Part Ⅲ [J]. *Ibis*, **80**: 24 - 50.

Lack D. 1954. The Natural Regulation of Animal Numbers [M]. Oxford: Clarendon Press.

Lima S. 1987. Clutch size in birds: A predation perspective [J]. *Ecology*, **68**: 1062 - 1070.

MacKenzie DI, Sealy SG, Sutherland GC. 1982. Nest site characteristics of the avian community in the dune-ridge forest, Delta Marsh, Manitoba: A multivariate analysis [J]. *Can. J. Zool.*, **60**: 2212 - 2223.

Marone L, Lopez de Casenave J, Cueto VR. 1997. Patterns of habitat selection by wintering and breeding granivorous birds in the central Monte desert, Argentina [J]. *Revista Chierna de Historia Natureal.*, **70**: 73 - 81.

Martin TE. 1992. Interaction of nest predation and food limitation in reproductive strategies [J]. *Current Ornithology*, **9**: 163 - 197.

Martin TE. 1993. Nest predation and nest sites: New perspectives on old patterns [J]. *BioScience*, **43**: 523 - 532.

Martin TE. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food [J]. *Ecological Monographs*, **65**: 101 - 127.

Mezquida ET, Marone L. 2002. Microhabitat structure and avian nest predation risk an open Argentinean woodland: An experimental study [J]. *Acta Oecologica*, **23**: 313 - 320.

Murphy EC, Haukioja E. 1986. Clutch size in nidicolous birds [A]. In: Johnston RF. Current Ornithology [M]. London: Plenum Press. 141 - 180.

Ricklefs RE. 1969. An analysis of nestling mortality in birds [J]. *Smithson. Contrib. Zool.*, **9**: 1 - 48.

Roff D. 1992. The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis [M]. New York: Chapman & Hall.

Saether BE. 1988. Pattern of covariation between life-history traits of European birds [J]. *Nature*, **331**: 616 - 617.

Skutch AF. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish [J]. *Ibis*, **91**: 430 - 455.

Stearns S. 1992. The Evolution of Life Histories [M]. Oxford: Oxford University Press.

Wang YP, Chen SH, Ding P. 2004. Flush distance: Bird tolerance to human intrusion in Hangzhou [J]. *Zool. Res.*, **25** (3): 214 - 220. [王彦平，陈水华，丁　平. 2004. 惊飞距离——杭州常见鸟类对人为侵扰的适应性. 动物学研究，**25** (3): 214 - 220.]

Willams GC. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle [J]. *Am. Nat.*, **100**: 687 - 690.

Yang FT. 1982. A general view of the natural geography in the region of the research station of northern Qinghai [J]. *Alpine Meadow Ecosystem*, **1**: 1 - 8. [杨福囤. 1982. 高寒草甸生态系统定位站自然概况. 高寒草甸生态系统，**1**: 1 - 8.]

Zhang XA. 1982. Studies on breeding biology of 10 species of passerine bird in alpine meadow [J]. *Acta Zool. Sin*, **28**: 190 - 199. 张晓爱. 1982. 高寒草甸十种雀形目鸟类繁殖生物学的研究. 动物学报，**28** (2): 190 - 199.]

Zhao L, Zhang XA. 2004. Nest-site selection and competition coexistence of horned larks and small skylarks [J]. *Zool. Res.*, **25**: 198 - 204. [赵　亮，张晓爱. 2004. 角百灵和小云雀的巢址选择与竞争共存. 动物学研究，**25**: 198 - 204.]

Zhao L. Zhang XA, Li LX. 2002. Incubating behavior of the horned lark and small skylark [J]. *Acta Zool. Sin.*, **48**: 695 - 699. [赵亮，张晓爱，李来兴. 2002. 角百灵和小云雀的孵化行为. 动物学报，**48**: 695 - 699.]